**Iranian Journal of Field Crops Research**
Homepage: https://jcesc.um.ac.ir



**Research Article**
**Vol. 23, No. 2, Summer 2025, p. 171-186**

# Effect of Waterlogging Duration at Different Growth Stages on Some Photosynthetic Characteristics, Antioxidant Activity, and Yield of Safflower (*Carthamus tinctorius* L.)

**F. Askari Foroshani[1], A. Rahnama[1]*, M. Meskarbashee[1], I. Kamranfar[1]**

1- Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran
(*- Corresponding author's Email: a.rahnama@scu.ac.ir)

| Received: 27 June 2024<br>Revised: 14 August 2024<br>Accepted: 31 August 2024<br>Available Online: 11 March 2025 | **How to cite this article:**<br>Askari Foroshani, F., Rahnama, A., Meskarbashee, M., & Kamranfar, I. (2025). Effect of Waterlogging Duration at Different Growth Stages on Some Photosynthetic Characteristics, Antioxidant Activity, and Yield of Safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Iranian Journal of Field Crops Research*, *23*(2), 171-186. (In Persian with English abstract). https://doi.org/10.22067/jcesc.2024.88492.1335 |
|---|---|

## Introduction

Waterlogging is a complex environmental stress limiting crop productivity and yield stability. Waterlogging in crop plants remains a serious barrier to crop production around the globe in high-rainfall areas with heavy rainfall or poor drainage. Waterlogging duration and the growth stage at which it occurs can significantly influence the physiological, biochemical, and yield-related traits of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). However, the impact of waterlogging stress at different developmental stages on photosynthetic processes and antioxidant defense mechanisms in safflower under field conditions remains poorly understood. This study aimed to identify the most sensitive growth stage to waterlogging stress in order to enhance our understanding of the complex mechanisms underlying waterlogging tolerance in safflower.

## Materials and Methods

In order to study the influence of waterlogging duration at vegetative and reproductive stages on the yield, photosynthetic characteristics, and antioxidant activity of safflower, a field experiment was carried out during 2020-2021 growing season in a split-plot arrangement in randomized complete blocks design using three replicates per treatment. The research farm was located at Shahid Chamran University of Ahvaz, Iran. The plants were grown in the field to ensure the environmental conditions found in waterlogged and flooded soils. Three waterlogging treatments were applied to plants as main plots: Well-drained controls irrigated weekly, mild stress (waterlogged for 24 h) and severe stress (waterlogged for 48 h). Waterlogging treatments were implemented at stem elongation (vegetative stage), and full branching (reproductive stage) as sub plots. Seeds originated from the Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran. Before and after the end of waterlogging period, waterlogging treatments were watered with sufficient water (80% field capacity) until the end of the experiment. The data for stomatal conductance, photosynthetic rate, chlorophyll index, catalase, peroxidase and superoxide dismutase enzyme activities, biological yield, oil content, and seed and oil yield was recorded. Gas exchange characters were measured after waterlogging stress and then after 7 days of recovery.





https://doi.org/10.22067/jcesc.2024.88492.1335

## Results and Discussion

The mild and severe waterlogging stress treatments at both vegetative and reproductive stages led to a significant reduction in stomatal conductance (24 and 35%, respectively), photosynthetic rate (49 and 60%, respectively), chlorophyll index (14 and 44%, respectively), biological yield (21 and 27%, respectively), seed (34 and 39%, respectively) and oil yield (16 and 32%, respectively) but increased catalase (7 and 51%, respectively), peroxidase (7 and 35%, respectively) and superoxide dismutase (9 and 17%, respectively) enzyme activities compared to well-drained controls. After 7 days of recovery, gas exchange measurements were recovered in mild and severe waterlogging stress treatments. Plant growth stage and stress duration played an important role in the response to waterlogging stress. In severe stress treatment, the activity of antioxidant enzymes; catalase, peroxidase and superoxide dismutase at the reproductive stage was higher than the vegetative stage (26, 17 and 9%, respectively). However, there was no significant difference between growth stages in terms of all traits except for catalase, peroxidase and superoxide dismutase activity. The mild and severe waterlogging stress at both growth stages led to a significant reduction in seed yield by 34 and 39%, and oil yield by 16 and 32% respectively, compared to control. In contrast to the results of antioxidant enzyme activities, the maximum decrease in seed yield was found when waterlogging occurred in severe stress treatment at the reproductive stage. The reduction was 43%, when compared to the control.

## Conclusion

The results highlighted that waterlogging during the reproductive stage of oilseed safflower resulted in higher yield loss than during the vegetative stage and these findings emphasized that the impacts of waterlogging stress on oilseed crops are important and the management practices of safflower fields especially in the Khuzestan region must be strengthened during the winter season.

## Acknowledgement

We gratefully acknowledge funding support from Shahid Chamran University of Ahvaz grant number SCU.AA99.96

**Keywords:** Catalase activity, Chlorophyll index, Peroxidase activity, Stomatal conductance

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
Homepage: https://jcesc.um.ac.ir

مقاله پژوهشی

جلد ۲۳، شماره ۲، تابستان ۱٤۰٤، ص ۱۸٦-۱۷۱

# تأثیر مدت زمان تنش غرقاب در مراحل مختلف رشد بر برخی ویژگی‌های فتوسنتزی، فعالیت آنتی‌اکسیدانی و عملکرد گلرنگ زراعی (*Carthamus tinctorius* L.)

فاطمه عسکری فروشانی[1]، افراسیاب راهنما[1*]، موسی مسکرباشی[1]، ایمان کامرانفر[1]

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۴/۰۷
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۶/۱۰

## چکیده

تنش غرقاب، یک تنش محیطی پیچیده و از عوامل اصلی محدودکننده بهره‌وری و پایداری محصول است. به‌منظور بررسی تأثیر مدت زمان تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی روی برخی از ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان گلرنگ زراعی (*Carthamus tinctorius* L.)، پژوهشی مزرعه‌ای به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در سال زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ در دانشگاه شهید چمران اهواز اجرا شد. سه سطح تنش غرقاب شامل: شاهد، تنش غرقاب ملایم (۲۴ ساعت) و شدید (۴۸ ساعت) در کرت‌های اصلی و تنش در مرحله رویشی و زایشی در کرت‌های فرعی قرار داده شدند. نتایج نشان داد که تیمارهای تنش غرقاب باعث کاهش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای، سرعت فتوسنتز، شاخص کلروفیل و عملکرد دانه و روغن شد، ولی فعالیت آنزیم کاتالاز، پراکسیداز و سوپر اکسید دیسموتاز افزایش یافت. در شرایط تنش غرقاب شدید، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در مرحله زایشی بیشتر از مرحله رویشی آن (به‌ترتیب ۲۶، ۱۷ و ۹ درصد بیشتر) بود. بیشترین عملکرد دانه و روغن (به‌ترتیب ۲۰۵۶ و ۴۶۹ کیلوگرم در هکتار) در شرایط آبیاری مطلوب و کمترین آن در تنش غرقاب شدید (به‌ترتیب ۱۲۵۶ و ۳۱۷ کیلوگرم در هکتار) حاصل شد. تنش غرقاب ملایم و شدید منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد دانه به‌ترتیب به‌میزان ۳۴ و ۳۹ درصد و عملکرد روغن به‌میزان ۱۶ و ۳۲ درصد در مقایسه با آبیاری مطلوب شد. منطبق با نتایج فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، بیشترین تأثیر تنش بر عملکرد دانه مربوط به تنش شدید در مرحله زایشی بود، به‌گونه‌ای که سبب بیش‌ترین مقدار کاهش به‌میزان ۴۳ درصد در مقایسه با آبیاری مطلوب شد. به‌طور کلی، تنش غرقاب در مرحله زایشی گلرنگ نسبت به مرحله رویشی منجر به کاهش بیشتر عملکرد شد و این یافته‌ها بر اهمیت تنش غرقاب بر دانه‌های روغنی و زهکشی مزارع خوزستان در فصل زمستان جهت حذف آب اضافی پس از وقوع سیل و بارندگی‌های سنگین تأکید دارد.

**واژه‌های کلیدی:** شاخص کلروفیل، فعالیت پراکسیداز، فعالیت کاتالاز، هدایت روزنه‌ای

## مقدمه

رشد گیاهان از طریق جذب هماهنگ آب توسط ریشه و تعرق از برگ انجام می‌شود و شرایط اشباع یا فوق اشباع خاک منجر به تنش غرقاب می‌شود. تنش غرقاب از عوامل اصلی محدودکننده بهره‌وری محصول است. مهار تنفس ریشه و تجمع مواد سمی در طی غرقاب، اثرات نامطلوبی بر رشد رویشی و زایشی گیاه بر جای می‌گذارد و در نهایت منجر به کاهش عملکرد محصول یا مرگ گیاه زراعی می‌شود (Tian *et al*., 2021). پدیده روبه‌رشد گرمایش جهانی و پیش‌بینی بارندگی‌های مکرر یا سنگین، نیازمند مطالعه تحمل تنش غرقاب در گیاهان و سازوکارهای مرتبط با آن به‌منظور حفظ کشاورزی پایدار و ارتقاء سازگاری مؤثر با تغییرات اقلیمی است (Bailey-Serres, Lee, & Brinton, 2012).

در خاک غرقاب، دسترسی منافذ خاک به هوا و اکسیژن کاهش می‌یابد، و منجر به کاهش تنفس و فعالیت ریشه و کمبود انرژی می‌شود (Arbona, Hossain, López-Climent, Pérez-Clemente, & Gómez-Cadenas, 2008). تداوم شرایط غرقاب و تنفس بی‌هوازی منجر به افزایش گونه‌های اکسیژن واکنشگر و در نهایت مرگ سلول و پیری گیاه می‌شود (Zhang, Lyu, Jia, He, & Qin, 2017). اکثر گیاهان در هنگام غرقاب می‌توانند از طریق

۱- گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران
(*- نویسنده مسئول: Email: a.rahnama@scu.ac.ir)
https://doi.org/10.22067/jcesc.2024.88492.1335

راهبردهای مختلف با آسیب ناشی از تنش غرقاب سازگار شوند (Yin *et al*., 2019).

در طی تنش غرقاب، روزنه‌های برگ بسته می‌شوند، و تخریب کلروفیل و پیری برگ، توانایی برگ‌ها برای جذب نور را کاهش می‌دهد و در نهایت منجر به کاهش سرعت فتوسنتز می‌شود (Arbona *et al*., 2008; Yan, Zhao, Cui, Han, & Wen, 2018). تنش غرقاب با تأثیر بر تبادلات گازی، انتشار دی‌اکسید کربن به برگ و تعرق و به‌دنبال آن جذب غیرفعال آب را کاهش می‌دهد. همچنین، محتوای کلروفیل برگ را کاهش و در نتیجه تجمع ماده خشک را کاهش می‌دهد (Ashraf, 2012). در گیاهان، بسته‌شدن روزنه اولین واکنش به غرقاب بوده که منجر به کاهش تبادلات گازی و در نهایت فتوسنتز می‌شود (Zhang, Zhou, Yue, Chen, & Xing, 2019; Fazeli, Meskarbashee, & Rahnama, 2023a). در همین حال، اختلال در انتقال مواد فتوسنتزی، سبب کوتاه شدن دوره پر شدن دانه و در نهایت کاهش عملکرد دانه می‌شود (Grassini, Indaco, Pereira, Hall, & Trápani, 2007). در چنین شرایطی، گیاهان از طریق آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی، میزان خسارت اکسیداتیو را کاهش می‌دهند (Hasanuzzaman *et al*., 2020). تنش غرقاب منجر به افزایش فعالیت کاتالاز، آسکوربات‌پراکسیداز، سوپر اکسید دیسموتاز و پلی فنل اکسیداز می‌شود (Bansal & Srivastava, 2012; Fazeli, Meskarbashee, & Rahnama, 2023b).

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در شرایط غرقاب به‌طور متفاوتی عمل می‌نمایند. اعمال تنش غرقاب بر روی گیاهچه‌های کلزا (*Brassica napus* L.) سبب کاهش فعالیت کاتالاز ولی افزایش فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز و پراکسیداز شد (Lee *et al*., 2014). همچنین واکنش گیاهان به شرایط غرقاب بسته به گونه گیاهی، عمق و شدت و مدت زمان غرقاب و مرحله رشدی گیاه متفاوت است (Wu, Tang, Li, Wu, & Huang, 2015; Fazeli *et al*., 2023a). شناخت مراحل حساس رشدی گیاه به تنش غرقاب از اهمیت خاصی برخوردار است. تنش غرقاب در مراحل مختلف رشدی گیاه می‌تواند صفات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و عملکردی گیاهان مختلف زراعی مانند گندم (*Triticum aestivum* L.) (Wu *et al*, 2015)، کلزا (Gutierrez Boem, Lavado, & Porcelli, 1996)، و ماش (*Vigna radiata* L.) (Fazeli, Rahnama, & Hassibi, 2022) را به‌طور متفاوتی تحت تأثیر قرار دهد.

سطح زیر کشت گلرنگ (*Carthamus tinctorius* L.) در ایران حدود ۳۸۴۲ هکتار و تولید آن ۵۲۳۳ تن است. همچنین سطح زیر کشت در استان خوزستان ۶۰ هکتار و تولید آن ۹۸ تن است (Annual Report, 2022). نفوذ پذیری پایین خاک و عدم زهکشی مناسب همراه با تغییر اقلیم و الگوی بارندگی‌ها در این استان سبب تشدید شرایط غرقاب موقت و خسارات‌زا بر محصولات کشاورزی می‌شود. اطلاعات اندکی در مورد واکنش گیاه گلرنگ به مدت زمان اعمال تنش غرقاب و تأثیر آن در مراحل مختلف رشدی گیاه وجود دارد. گزارش شده است که حساسیت این گیاه به شرایط ماندابی در مراحل زایشی بیشتر است و عملکرد دانه آن می‌تواند آسیب ببیند (Shahrokhnia & Sepaskhah, 2017).

امروزه پدیده تغییرات اقلیمی و پیامدهای آن به‌عنوان یکی از مهم‌ترین چالش‌ها در حفظ و پایداری امنیت‌غذایی محسوب گردیده و زمینه پژوهشی گسترده‌ای را پیش روی پژوهشگران قرار داده است. استان خوزستان دارای بافت خاک سنگین با نفوذپذیری پایین است و به‌دلیل موقعیت جلگه‌ای و عدم زهکشی و پوشش گیاهی مناسب، احتمال وقوع تنش غرقاب در فصول با بارندگی سنگین در این استان بسیار زیاد است. از سوی دیگر، با توجه به اهمیت کشت پاییزه گلرنگ در استان خوزستان، و احتمال وقوع شرایط غرقاب طی دوره رشد این گیاه، بررسی سازوکارهای فیزیولوژیک و دفاع آنتی‌اکسیدانی مرتبط با تحمل به شرایط غرقاب امری ضروری است. اگرچه مطالعات متعددی برای ارزیابی اثرات تنش غرقاب بر ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیک و عملکردی گیاهان زراعی مختلف انجام شده است، امّا مطالعات اندکی در زمینه گیاه گلرنگ وجود دارد و بر همین اساس، در پژوهش حاضر به بررسی برخی واکنش‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی این گیاه به مدت زمان غرقاب و اعمال آن در مراحل رشد رویشی و زایشی پرداخته خواهد شد.

## مواد و روش‌ها

این پژوهش به‌صورت آزمایشی مزرعه‌ای در سال زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ در دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا شد. سطوح تنش غرقاب شامل: آبیاری مطلوب (بدون غرقاب و آبیاری در۸۰ درصد ظرفیت زراعی)، تنش غرقاب ملایم (غرقاب به‌مدت ۲۴ ساعت) و تنش غرقاب شدید (غرقاب به‌مدت ۴۸ ساعت) در کرت‌های اصلی و دو مرحله رشدی رویشی و زایشی (به‌ترتیب مرحله ۳۷ و ۶۱ براساس مقیاس BBCH) در کرت‌های فرعی قرار داده شدند. از رقم گلدشت به‌عنوان رقم معرفی‌شده توسط مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج با تیپ رشدی بهاره، با میانگین عملکرد دانه ۲۵۰۰ کیلوگرم در هکتار در مناطق گرم، بدون خار، زودرس، متحمل به سرما در بین ارقام بهاره و مناسب کاشت در اقلیم‌های گرم در این پژوهش استفاده شد. پس از آبیاری زمین و گاورو شدن خاک، زمین توسط گاوآهن برگردان‌دار شخم زده شد. به‌منظور خرد کردن کلوخه‌ها و تسطیح زمین از دیسک و ماله استفاده شد. جهت تعیین ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه،

نمونه‌گیری از عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متری خاک مزرعه انجام شد. کاشت در سوم آذرماه انجام شد. بذرهای گلرنگ روی سه پشته سه متری با فاصله ردیف ۶۰ سانتی‌متر و به‌صورت دو ردیف کاشت روی هر پشته به‌صورت زیگزاگ و فاصله ۱۰ سانتی‌متر روی هر ردیف کاشت در عمق سه تا پنج سانتی‌متری با تراکم حدود ۳۳۰ بوته در مترمربع کشت شد. با توجه به نتایج آزمون خاک (جدول ۱)، ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار فسفر از منبع سوپرفسفات معمولی و ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار پتاسیم قبل از کاشت و ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار نیتروژن خالص از منبع کود اوره به‌صورت کود پایه در زمان کاشت و کود سرک در اوایل گل‌دهی به خاک اضافه شد.

جدول ۱- نتایج تجزیه فیزیکی و شیمیایی خاک

Table 1- The results of physical and chemical analysis of soil

| بافت Texture | هدایت‌الکتریکی EC (dS m$^{-1}$) | اسیدیته pH | نیتروژن N (%) | فسفر P (mg kg$^{-1}$) | پتاسیم K (mg kg$^{-1}$) | موادآلی O Materials (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| لومی شنی Sandy loam | 2.8 | 7.8 | 0. 04 | 13 | 151 | 0.53 |

به‌منظور حفظ شرایط غرقاب، ارتفاع پشته‌های حاشیه کرت‌ها احیاء و تقویت شدند. سطح آب در طول مدت زمان اعمال تنش به‌طور دائم پایش و با حفظ شرایط طبیعی غرقاب در محیط مزرعه تا سطح پشته‌ها حفظ شد. به‌منظور اطمینان از عدم نشت رطوبت بین تیمارها، فاصله بین سطوح غرقاب و همچنین بین مراحل رشدی در هر سطح دو متر در نظر گرفته شد. به‌منظور فراهم آوردن شرایط غرقاب از یک نهر اصلی برای رساندن آب به کرت‌های اصلی استفاده شد. در انتهای کرت‌های اصلی نیز یک نهر عمیق به‌عنوان زهکش تعبیه شد، به‌گونه‌ای که پس از مدت زمان اعمال تنش از تداوم شرایط غرقاب برای مدت طولانی‌تر جلوگیری گردد. سطح آب کرت‌ها به‌طور مداوم مورد بررسی قرار گرفت و در صورت مشاهده کاهش سطح آب، به آن‌ها آب اضافه شد. شرایط غرقاب به‌مدت یک و دو روز در دو مرحله رویشی (ساقه‌دهی) و زایشی (آغاز گل‌دهی) اعمال شد. شروع تیمارهای غرقاب در مرحله رویشی ۷۰ روز پس از کاشت و مرحله زایشی ۹۵ روز پس از کاشت انجام شد.

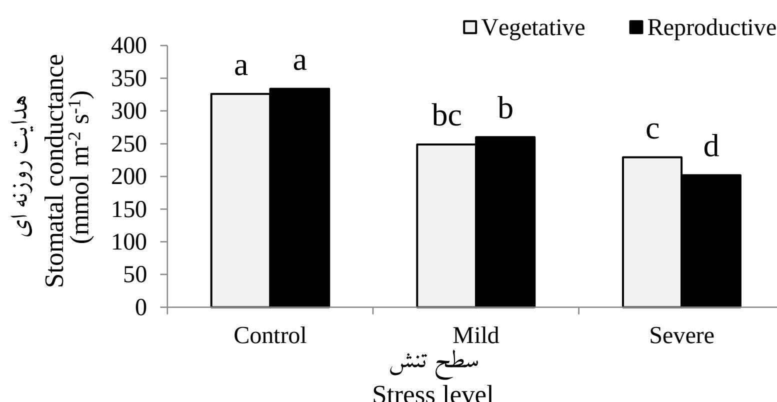
هدایت روزنه‌ای برگ با استفاده از دستگاه پرومتر (Delta-T Devices, UK (AP4 و سرعت فتوسنتز با استفاده از دستگاه تحلیل‌گر مادون قرمز (IRGA, model LCA4, ADC Biosientific Ltd. Hoddeston,UK) بین ساعت ۹/۳۰ صبح تا ۱۲ ظهر پس از پایان دوره تنش و همچنین یک هفته پس از آن (دوره بازیابی) بر روی آخرین برگ‌های توسعه‌یافته اندازه‌گیری شد. شاخص کلروفیل با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر (Monilota SPAD-502 Chlorophyll meter, Japan) بین ساعت ۱۰ صبح تا ۱۲ ظهر بر روی پنج نقطه از برگ‌های انتهایی انجام شد و میانگین مقادیر قرائت‌شده ثبت شد. جهت اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپر اکسید دیسموتاز یک هفته پس از اعمال تنش بر روی آخرین برگ‌های توسعه‌یافته نمونه برداری شد. نمونه‌ها تا زمان سنجش فعالیت آنتی‌اکسیدانی درون فریزر ۷۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شد. فعالیت آنزیم کاتالاز با استفاده از روش بیرز و سیزر (Beers & Sizer, 1952) ، فعالیت آنزیم پراکسیداز با استفاده از روش ناکانو و آسادا (Nakano & Asada, 1981) و فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز به‌روش اسمیت و همکاران (Smith, Vierheller, & Thorne, 1988)، سنجش شد. در پایان فصل رشد و رسیدگی کامل دانه‌ها (اوایل خردادماه)، عملکرد دانه و عملکرد زیست‌توده پس از نمونه‌برداری از مساحت یک مترمربع برای هر واحد آزمایشی با رعایت اثر حاشیه محاسبه شد. محتوای روغن دانه با کمک حلال اتر و با روش سوکسله (FOSS, Model SOCCET 2050) تعیین گردید. عملکرد روغن در واحد سطح نیز از حاصل‌ضرب عملکرد دانه و محتوای روغن محاسبه شد. تجزیه و تحلیل داده‌های صفات مورد مطالعه به‌وسیله نرم‌افزارSAS نسخه ۹/۱ انجام گردید و برای مقایسه میانگین از آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد استفاده شد.

## نتایج و بحث

### هدایت روزنه‌ای

هدایت روزنه‌ای در زمان تنش و بازیابی پس از آن تنها تحت تأثیر سطوح تنش و برهم‌کنش مرحله رشدی و سطوح تنش قرار گرفت (جدول ۲). آبیاری مطلوب بیشترین (۳۳۰ میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) و تنش غرقاب شدید کمترین (۲۱۵ میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) مقدار هدایت روزنه‌ای را به خود اختصاص داد و تفاوت چندانی با تنش ملایم نداشت. بین مراحل رشدی نیز تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. تنش غرقاب منجر به کاهش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای در زمان اعمال تنش شد و میزان کاهش در تنش ملایم و شدید به‌ترتیب برابر با ۲۴ و ۳۵ درصد نسبت به شرایط آبیاری مطلوب بود. مقادیر این کاهش در زمان بازیابی پس از تنش به‌ترتیب برابر ۱۱ و ۱۸ درصد بود. هدایت روزنه‌ای پس از بازیابی از تنش بهبود یافت، به‌گونه‌ای که میزان بهبود آن در دوران بازیابی در شرایط تنش ملایم

و شدید به‌ترتیب به‌میزان ۱۹ و ۲۵ درصد در مقایسه با مقادیر آن در زمان تنش بود (جدول ۳). برهم‌کنش مرحله رشدی و سطوح تنش نیز نشان داد که در شرایط تنش شدید، کاهش هدایت روزنه‌ای بلافاصله پس از تنش در مرحله زایشی به‌مراتب بیشتر از مرحله رویشی بود (شکل ۱). تحمل به تنش در گیاهان، در مجموع رفتار گیاه طی تنش و بازیابی پس از آن می‌باشد (Striker, 2012). احتمال می‌رود که در هنگام تنش غرقاب، کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه (Parent, Capelli, Berger, Crèvecoeur, & Dat, 2008) و نیز سنتز و انتقال هورمون اسید آبسیزیک باعث بسته‌شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای شود. بسته‌شدن روزنه از اولین واکنش‌های گیاه به تنش بوده و عمده‌ترین دلیل کاهش فتوسنتز در شرایط تنش است (Rahnama, Poustini, Munns, & James, 2010). به نظر می‌رسد که از دلایل رفتار گیاه در کاهش هدایت روزنه‌ای در هنگام تنش، کاهش عملکرد ریشه در شرایط کم‌اکسیژنی و هورمون اسید آبسیزیک باشد، به‌گونه‌ای که در زمان کمبود اکسیژن با بسته شدن روزنه‌ها مانع از اتلاف آب و تعرق در گیاه شود و نیز تغییر رفتار گیاه پس از تبدیل شرایط بی‌هوازی به هوازی در محیط اطراف ریشه حاکی از آن است که با قرارگیری مجدد اکسیژن در معرض ریشه گیاه می‌تواند هدایت روزنه‌ای خود را نسبت به دوران تنش تا حدودی بهبود بخشد و ازآنجاکه هدایت‌روزنه‌ای با فتوسنتز رابطه‌ای مستقیم دارد، بتواند مقداری از خسارات وارده بر گیاه را جبران نماید.




**شکل ۱- تأثیر تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر هدایت روزنه‌ای گلرنگ**

**Figure 1- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stages on stomatal conductance of safflower**

میانگین‌های دارای حروف مشترک با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

Means followed by the same letters using Tukey's test at 5% probability level did not differ significantly

هدایت روزنه‌ای در دو زمان تنش و بازیابی، دارای همبستگی مثبت و معنی‌داری به‌ترتیب با فتوسنتز (r=۰/۸۶**) و (r=۰/۸۵**)، و عملکرد دانه (r=۰/۸۹**) و (r=۰/۷۵**) بود (جدول ۴). هدایت روزنه‌ای با تأثیر مستقیم بر سرعت فتوسنتز، عملکرد نهایی دانه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این همبستگی مثبت بیانگر نقش هدایت روزنه‌ای در حفظ فتوسنتز در شرایط عادی و تنش و در نتیجه دستیابی به عملکرد دانه بالاتر می‌باشد. تفاوت هدایت روزنه‌ای در تیمارهای تنش غرقاب، ناشی از واکنش سریع گیاه به تنش و بسته‌شدن روزنه‌های برگ به‌منظور جلوگیری از هد روی آب است، به‌گونه‌ای که با کاهش هدایت روزنه‌ای، ورود دی اکسید کربن به برگ کاهش یافته و در نتیجه سبب کاهش سرعت فتوسنتز و به‌دنبال آن کاهش رشد و عملکرد زیست‌توده و دانه می‌شود.

### سرعت فتوسنتز

سرعت فتوسنتز در زمان تنش و بازیابی پس از آن تنها تحت تأثیر سطوح تنش قرار گرفت (جدول ۲). فتوسنتز، عامل اصلی تعیین‌کننده رشد و عملکرد گیاهان محسوب می‌شود و توانایی حفظ آن در شرایط تنش‌های محیطی برای حفظ ثبات عملکرد مهم است. تنش غرقاب از طریق بستن روزنه‌ها منجر به کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز در زمان اعمال تنش شد و میزان کاهش در تنش ملایم و شدید به‌ترتیب برابر با ۴۹ و ۶۰ درصد نسبت به شرایط آبیاری مطلوب بود. مقادیر این کاهش در زمان بازیابی پس از تنش به‌ترتیب برابر ۳۲ و ۴۰ درصد بود (جدول ۳). سرعت فتوسنتز پس از بازیابی از تنش بهبود یافت، به‌گونه‌ای که میزان بهبود آن در دوران بازیابی در شرایط تنش ملایم و شدید به‌ترتیب به‌میزان ۱۹ و ۳۳ درصد در مقایسه با مقادیر آن در زمان تنش بود (جدول ۳).

کاهش رشد گیاهان زراعی به‌واسطه محدود شدن فتوسنتز صورت می‌گیرد. کاهش فتوسنتز را می‌توان به کاهش هدایت روزنه‌ای نسبت داد که تحت تنش کاهش می‌یابد (Rahnama *et al.*, 2010). در بسیاری از مطالعات، کاهش فتوسنتز همزمان با کاهش هدایت روزنه-

ای در گیاهان در زمان تنش غرقاب مشاهده شده است (Malik, Colmer, Lambers, Setter, & Schortemeyer, 2002; Fazeli *et al.*, 2023b) و از دیگر عوامل مؤثر در کاهش فتوسنتز در زمان تنش، می‌توان به کاهش میزان کلروفیل و تجمع کربوهیدرات‌ها در برگ به‌دلیل بسته بودن روزنه‌ها و عدم فتوسنتز اشاره کرد که خود بازخورد منفی روی فتوسنتز دارد و منجر به مهار آن می‌شود (Plaut, Mayoral, & Reinhold, 1987). همچنین در دوران بازیابی، پیشنهاد شده است که بهبود هدایت روزنه‌ای در این دوران با الگوی بهبود سرعت فتوسنتز مشابه است و این بازیابی در بهبود فتوسنتز مؤثر است و می‌توان اثر هدایت روزنه‌ای بر فتوسنتز را با محاسبه دی اکسیدکربن بین سلولی ارزیابی کرد (Malik *et al.*, 2002). سرعت فتوسنتز در زمان تنش دارای همبستگی مثبت و معنی‌دار با عملکرد دانه (r=۰/۹۰**) بود (جدول ۴).

### شاخص کلروفیل

شاخص کلروفیل به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر سطوح تنش و مرحله رشدی قرار گرفت (جدول ۲). بیشترین مقدار شاخص کلروفیل مربوط به آبیاری مطلوب بود که با تنش غرقاب ملایم تفاوت معنی‌داری نداشت، ولی افزایش شدت تنش منجر به کاهش ۴۴ درصدی شاخص کلروفیل در مقایسه با آبیاری مطلوب شد (جدول ۳). شاخص کلروفیل برگ در مراحل مختلف رشدی تفاوت معنی‌داری با یکدیگر داشت، به‌گونه‌ای که اثر شرایط غرقاب بر شاخص کلروفیل در مرحله زایشی به‌دلیل زرد شدن برگ‌های گیاه در اواخر دوره رشد به‌مراتب بیشتر بود و میزان کلروفیل کمتری در مقایسه با مرحله رویشی داشت (جدول ۳). یکی از دلایل کاهش فتوسنتز در شرایط غرقاب، کاهش غلظت کلروفیل برگ است (Malik *et al*., 2002). به نظر می‌رسد که در تنش ملایم، تغییر شرایط بی‌هوازی به هوازی منجر به بهبود سیستم ریشه‌ای و جذب عناصر غذایی از خاک می‌شود و با جذب نیتروژن در نهایت منجر به بهبود سبزینگی برگ و کارآیی گیاه می‌شود، ولی با افزایش شدت تنش این بهبود به‌میزان کمتر رخ می‌دهد و اثر آن در کاهش معنی‌دار شاخص کلروفیل به‌عنوان یکی از اجزای مهم دخیل در فتوسنتز گیاه نمایان می‌گردد. به هر حال، شاخص کلروفیل به‌عنوان یکی از مهم‌ترین شاخص‌های بیان‌کننده اثر تنش‌های محیطی وارد بر گیاه به‌طور معنی‌داری کاهش یافت و دلیل آن را تخریب یا کاهش سنتز این رنگدانه دانسته‌اند (Manvelian, Weisany, Tahir, Jabbari, & Diyanat, 2021).

همبستگی مثبت و معنی‌دار شاخص کلروفیل با هدایت روزنه‌ای در زمان تنش و بازیابی (r=۰/۷۲**) و (r=۰/۷۲**)، فتوسنتز در زمان تنش و بازیابی به‌ترتیب (r=۰/۴۶**) و (r=۰/۵۸*)، عملکرد دانه (r =۰/۶۹**)، و عملکرد روغن (r=۰/۵۵**)، حاکی از نقش کلروفیل در تولید مواد فتوسنتزی بیشتر برای تولید ماده خشک و عملکرد دانه و روغن است. بااین‌حال، حفظ سبزینگی گیاه در شرایط تنش سبب تداوم فتوسنتز کافی و حفظ رشد گیاه و رسیدن به عملکرد مناسب گیاه می‌شود. از سوی دیگر، افزایش شدت تنش و کاهش شاخص کلروفیل، نشان‌دهنده تحمل پایین گیاه در مواجهه با شرایط غرقاب بود.

### فعالیت آنزیم کاتالاز

فعالیت آنزیم کاتالاز به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر سطوح تنش، مرحله رشدی و برهم‌کنش سطوح تنش و مرحله رشدی قرار گرفت (جدول ۲). کمترین مقدار فعالیت آنزیم کاتالاز مربوط به آبیاری مطلوب بود که با تیمار تنش غرقاب ملایم تفاوت معنی‌داری نداشت، ولی در تیمار تنش غرقاب شدید منجر به افزایش ۵۱ درصدی فعالیت این آنزیم در مقایسه با آبیاری مطلوب شد (جدول ۳). فعالیت کاتالاز در مراحل مختلف رشدی تفاوت معنی‌داری با یکدیگر نشان داد، به‌گونه‌ای که اثر شرایط غرقاب بر فعالیت این آنزیم در مرحله زایشی به‌مراتب بیشتر از مرحله رویشی (۲۲ درصد) بود (جدول ۳). تیمارهای تنش از نظر فعالیت کاتالاز واکنش متفاوتی نشان دادند، به‌گونه‌ای که بیش‌ترین فعالیت آنزیم کاتالاز نیز مربوط به تیمار تنش شدید در مرحله رشد زایشی بود (شکل ۲).

به نظر می‌رسد که میزان آسیب ناشی از تنش اکسیداتیو در مرحله زایشی بیشتر بوده و یکی از سازوکارهای گیاه برای کاهش این خسارت، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان از جمله کاتالاز است. در شرایط تنش غرقاب، مقدار جذب و تثبیت دی اکسیدکربن به‌علت بسته‌شدن روزنه‌ها کاهش می‌یابد، در نتیجه انرژی حاصل از واکنش‌های نوری فتوسنتز تجمع می‌یابد و به‌دنبال آن افزایش گونه‌های اکسیژن واکنشگر رخ می‌دهد، این امر نیز سبب پراکسیداسیون لیپیدها و تغییر ساختار پروتئین‌ها می‌گردد و سنتز آنزیم‌هایی مانند کاتالاز در واکنش به تنش اکسیداتیو می‌شود (Mittler, Vanderauwera, Gollery, & Van Breusegem, 2004). به نظر می‌رسد که یکی از سازوکارهای تحمل به شرایط غرقاب شدید در هر دو مرحله رشدی، فعالیت بیشتر آنزیم کاتالاز باشد. کمبود اکسیژن در دسترس ریشه تحت شرایط غرقاب باعث مهار تنفس ریشه (Loreti, Van Veen, & Perata, 2016)، و متابولیسم فرآیند تخمیر در مقابل با تنفس هوازی منجر به تولید انرژی پایین می‌شود و طولانی‌تر شدن شرایط غرقاب منجر به تجمع متابولیت‌های سمی می‌شود (Zhang *et al*., 2017) و این ترکیبات سمی باعث مختل شدن متابولیسم گیاه و منجر به تولید گونه‌های اکسیژن واکنشگر و تنش اکسیداتیو می‌شود (Loreti *et al*., 2016).

جدول ۲- میانگین مربعات عملکرد، ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی گلرنگ در شرایط تنش غرقاب در مراحل مختلف رشدی

**Table 2- Mean square for yield, photosynthetic characteristics, and antioxidant activity of safflower under waterlogging stress condition at different groth stage**

| منابع تغییرات S.O.V | درجه آزادی df | هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance | | سرعت فتوسنتز Photosynthetic rate | | شاخص کلروفیل Chlorophylle index | فعالیت کاتالاز Catalase activity | فعالیت پراکسیداز Peroxidase activity | فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز Superoxide dismutase activity | عملکرد دانه Seed yield | عملکرد زیست‌توده Biological yield | شاخص برداشت Harvest index | محتوای روغن Oil content | عملکرد روغن Oil yield |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | پس از تنش After stress | دوره بازیابی Recovery | پس از تنش After stress | دوره بازیابی Recovery | | | | | | | | | |
| | | میانگین مربعات Means of squares | | | | | | | | | | | | |
| بلوک Block | 2 | 173 $^{ns}$ | 96$^{ns}$ | 66.5$^{ns}$ | 73$^{ns}$ | 81$^{ns}$ | 0.253 $^{ns}$ | 0.003 $^{ns}$ | 9.14$^{ns}$ | 17502$^{ns}$ | 45666$^{ns}$ | 2.2 $^{ns}$ | 24.1 $^{ns}$ | 8382 $^{*}$ |
| تنش عرقاب Waterlogging stress (WS) | 2 | 12736$^{**}$ | 6047$^{**}$ | 4068$^{**}$ | 4625$^{**}$ | 1591$^{**}$ | 0.353 $^{*}$ | 0.106 $^{**}$ | 1432$^{**}$ | 1143005$^{**}$ | 11216985$^{**}$ | 42.9$^{**}$ | 41.9$^{*}$ | 34548$^{**}$ |
| Ea | 4 | 126 | 258 | 39.0 | 200 | 61.9 | 0.160 | 0.016 | 22.1 | 64986 | 5411668 | 1.57 | 13.5 | 1563 |
| مرحله رشدی Growth stage (GS) | 1 | 55.0 $^{ns}$ | 668 $^{ns}$ | 8.7 $^{ns}$ | 217 $^{ns}$ | 1136 $^{**}$ | 1.08 $^{**}$ | 0.040 $^{*}$ | 234.2 $^{**}$ | 22656 $^{ns}$ | 6192630 $^{ns}$ | 10.88 $^{ns}$ | 0.20 $^{ns}$ | 499 $^{ns}$ |
| WS × GS | 2 | 368$^{*}$ | 307 $^{ns}$ | 70.0 $^{ns}$ | 226 $^{ns}$ | 41.6$^{ns}$ | 0.158 $^{*}$ | 0.191 $^{**}$ | 99.5 $^{ns}$ | 38686 $^{*}$ | 4775709 $^{ns}$ | 8.82 $^{ns}$ | 0.095 $^{ns}$ | 1450 $^{ns}$ |
| خطای فرعی Eb | 6 | 91.5 | 356 | 24.0 | 274 | 31.1 | 0.030 | 0.009 | 34.4 | 12109 | 4053034 | 25.63 | 5.99 | 1472 |
| ضریب تغییرات CV (%) | - | 12.7 | 6.1 | 13.6 | 17.1 | 9.5 | 14.0 | 12.2 | 10.5 | 7.4 | 25.0 | 25.8 | 9.4 | 9.7 |

**: معنی‌دار در سطح یک درصد ،*: معنی‌دار در سطح پنج درصد ، ns: غیرمعنی‌دار

ns: not significant; *and ** significant at 5% and 1% probability levels, respectively

جدول ۳- تأثیر تنش غرقاب در مراحل رشد رویشی و زایشی بر عملکرد، ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی گلرنگ

**Table 3- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stage on yield, photosynthetic characteristics, and antioxidant activity of safflower**

| تیمارها Treatments | هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance | | سرعت فتوسنتز Photosynthetic rate | | شاخص کلروفیل Chlorophylle index | فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز Superoxide dismutase activity (Units $mg^{-1}$ protein) | عملکرد زیست-توده Biological yield (kg $ha^{-1}$) | شاخص برداشت Harvest index (%) | محتوای روغن Oil content (%) | عملکرد روغن Oil yield (kg $ha^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | پس از تنش | دوره بازیابی | پس از تنش | دوره بازیابی | | | | | | |
| | (mmol $m^{-2}$ $S^{-1}$) | | (mmol $m^{-2}$ $S^{-1}$) | | - | | | | | |
| تنش غرقاب Waterlogging stress | | | | | | | | | | |
| شاهد Control | 330 [a*] | 348 [a] | 13.9 [a] | 12.8 [a] | 73 [a] | 38.70 [c] | 9590 [a] | 22.2 [a] | 24.0 [b] | 469 [a] |
| تنش غرقاب (۲۴ ساعت) Waterlogging stress (24h) | 254 [b] | 308 [b] | 8.1 [b] | 8.7 [b] | 63 [a] | 42.09 [bc] | 7586 [b] | 19.7 [b] | 28.9 [a] | 393 [b] |
| تنش غرقاب (۴۸ ساعت) Waterlogging stress (48h) | 215 [b] | 285 [b] | 6.1 [b] | 7.6 [b] | 41 [b] | 46.31 [a] | 6977 [b] | 16.8 [c] | 24.8 [ab] | 317 [c] |
| مرحله رشدی Growth stage | | | | | | | | | | |
| رشد رویشی Vegetative stage | 268 [a] | 320 [a] | 9.8 [a] | 9.3 [a] | 67 [a] | 40.97 [b] | 8638 [a] | 18.8 [a] | 25.9 [a] | 412 [a] |
| رشد زایشی Reproductive stage | 265 [a] | 308 [a] | 8.9 [a] | 10.0 [a] | 51 [b] | 43.76 [a] | 7465 [a] | 20.3 [a] | 26.1 [a] | 396 [a] |

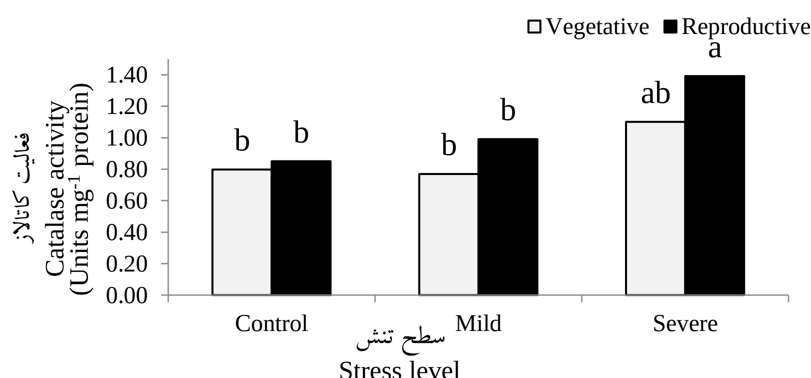
* میانگین‌های دارای حروف مشترک برای هر صفت در هر ستون و هر فاکتور آزمایشی با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

* Means followed by the same letters for each trait in each column and each experimental factor using Tukey test at 5% probability level did not differ significantly.

**جدول ٤- ضرایب همبستگی بین صفات عملکردی، ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی گلرنگ در شرایط غرقاب**

**Table 4- Correlation coefficient between yield traits, photosynthetic characteristics, and antioxidant activity of sufflower under waterlogging stress**

| ردیف Row | صفات Traits | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | هدایت روزنه‌ای<br>Stomatal conductance | 1 | | | | | | | | | | | | |
| 2 | هدایت روزنه‌ای بازیابی<br>Stomatal conductance | $0.850^{**}$ | 1 | | | | | | | | | | | |
| 3 | سرعت فتوسنتز<br>Photosynthetic rate | $0.866^{**}$ | $0.769^{**}$ | 1 | | | | | | | | | | |
| 4 | سرعت فتوسنتز بازیابی<br>Photosynthetic rate | $0.845^{**}$ | $0.605^{**}$ | $0.833^{**}$ | 1 | | | | | | | | | |
| 5 | شاخص کلروفیل<br>Chlorophylle index | $0.715^{**}$ | $0.763^{**}$ | $0.637^{**}$ | $0.583^{**}$ | 1 | | | | | | | | |
| 6 | فعالیت کاتالاز<br>Catalase activity | $-0.517^{*}$ | $-0.565^{*}$ | $-0.66^{**}$ | $-0.63^{**}$ | $-0.268^{ns}$ | **1** | | | | | | | |
| 7 | فعالیت پراکسیداز<br>Peroxidase activity | $-0.204^{ns}$ | $-0.575^{*}$ | $-0.247^{ns}$ | $-0.495^{*}$ | $-0.267^{ns}$ | $-0.267^{ns}$ | 1 | | | | | | |
| 8 | فعالیت‌سوپر اکسید دیسموتاز | $-0.346^{ns}$ | $-0.695^{**}$ | $-0.425^{ns}$ | $-0.547^{*}$ | $-0.247^{ns}$ | $-0.267^{ns}$ | $-0.347^{ns}$ | 1 | | | | | |
| 9 | عملکرد دانه<br>Seed yield | $0.896^{**}$ | $0.747^{**}$ | $0.905^{**}$ | $0.870^{**}$ | $0.685^{**}$ | $-0.247^{ns}$ | $-0.379^{ns}$ | $0.447^{ns}$ | 1 | | | | |
| 10 | عملکرد زیست‌توده<br>Biological yield | $0.447^{*}$ | $0.400^{*}$ | $0.442^{*}$ | $0.348^{ns}$ | $-0.371^{ns}$ | $-0.353^{ns}$ | $-0.531^{*}$ | $-0.631^{*}$ | $0.621^{**}$ | 1 | | | |
| 11 | محتوای روغن<br>Oil content | $-0.232^{ns}$ | $-0.114^{ns}$ | -0.179 | $-0.214^{*}$ | $-0.187^{ns}$ | $0.161^{ns}$ | $0.145^{ns}$ | $0.185^{ns}$ | $-0.355^{ns}$ | $-0.365^{ns}$ | 1 | | |
| 12 | عملکرد روغن<br>Oil yield | $0.771^{**}$ | $0.696^{**}$ | $0.780^{**}$ | $0.753^{**}$ | $0.544^{**}$ | $-0.251^{ns}$ | $0.290^{ns}$ | $0.280^{ns}$ | $0.790^{**}$ | $0.454^{*}$ | $0.258^{ns}$ | 1 | |
| 13 | شاخص برداشت<br>Harvest index | $0.552^{*}$ | $0.392^{ns}$ | $0.552^{*}$ | $0.622^{**}$ | $0.409^{ns}$ | $0.152^{ns}$ | $0.084^{ns}$ | $0.380^{ns}$ | $0.491^{*}$ | $-0.365^{ns}$ | $-0.049^{ns}$ | $0.408^{ns}$ | 1 |




**شکل ۲- تأثیر تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر فعالیت آنزیم کاتالاز گلرنگ**

**Figure 2- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stages on catalase activity of safflower**

میانگین‌های دارای حروف مشترک با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

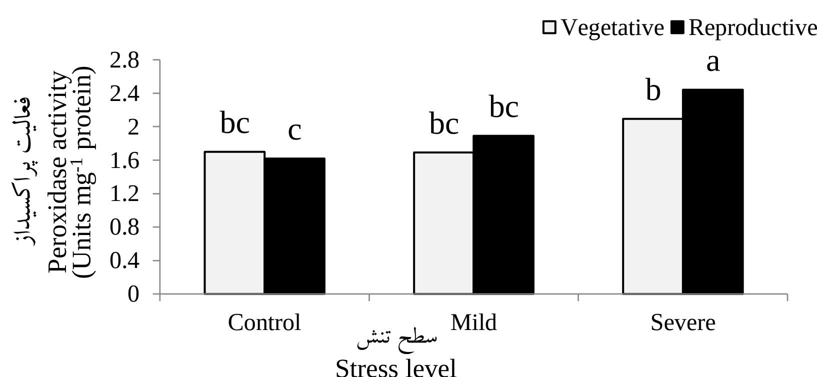
Means followed by the same letters using Tukey's test at 5% probability level did not differ significantly

تنش غرقاب با افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی تا حدی باعث کاهش آسیب وارده به گیاهان می‌شود. کاتالاز نیز به‌عنوان آنزیم آنتی‌اکسیدانی به‌طور فعال در کاهش پراکسید هیدروژن نقش دارد و روند افزایش پراکسید هیدروژن با روند افزایش شدت و مدت زمان تنش، تا حدی باعث کاهش فعالیت آنزیم کاتالاز به‌عنوان یک مهارکننده پراکسید هیدروژن می‌باشد (Hasanuzzaman, Hossain, Teixeira da Silva, & Fujita, 2012). به نظر می‌رسد که مقدار اضافی پراکسید هیدروژن به‌آسانی در سلول غشاء نفوذ می‌کند و به‌عنوان یک بخش جدایی‌ناپذیر، با اکسید کردن گروه‌های تیول، آنزیم را غیرفعال می‌کند (Hasanuzzaman *et al*., 2012). همچنین گیاهان دارای سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی بالا در طی

دوران بازیابی پس از تنش غرقاب، به احتمال زیاد آسیب کمتری را متحمل می‌شوند (Blokhina, Fagerstedt, & Chirkova, 1999). فعالیت کاتالاز همبستگی منفی و معنی‌داری با هدایت روزنه‌ای در دوره بازیابی از تنش (r=-۰/۵۷**) داشت (جدول ۴). این همبستگی منفی بر وقوع تنش اکسیداتیو ناشی از بسته شدن روزنه‌ها و افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی کاتالاز تأکید دارد.

### فعالیت آنزیم پراکسیداز

فعالیت آنزیم پراکسیداز به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر سطوح تنش و برهم‌کنش سطوح تنش و مرحله رشدی قرار گرفت (جدول ۲). تیمار تنش غرقاب شدید منجر به افزایش ۳۶ درصدی فعالیت این آنزیم در مقایسه با آبیاری مطلوب شد، ولی بین آبیاری مطلوب و تنش غرقاب ملایم تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۳). فعالیت آنزیم پراکسیداز در سطوح تنش در هر دو مرحله رشدی روند متفاوتی را نشان داد، به‌گونه‌ای که در مرحله زایشی، فعالیت این آنزیم در تنش غرقاب شدید بیشتر از مرحله رویشی بود (شکل ۳). سلول‌های گیاهی برای محافظت خود در برابر تنش رطوبتی، مجهز به سیستم‌های حذف‌کننده رادیکال آزاد هستند و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند کاتالاز و پراکسیداز بخشی از این سیستم محسوب می‌شود (Gill & Tuteja, 2010). افزایش فعالیت این آنزیم‌ها در مواجهه با تنش بیانگر آن است که گیاه از مزایای سازوکار دفاعی آنتی‌اکسیدانی این آنزیم برای مقابله در برابر تنش غرقاب شدید بهره برده است. به هر حال، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در شرایط غرقاب به‌طور متفاوتی عمل می‌نمایند. برای مثال، اعمال تنش غرقاب روی گیاهچه‌های کلزا نشان داد که فعالیت کاتالاز کاهش، درحالی‌که فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز و پراکسیداز افزایش یافت (Lee *et al.*, 2014). بسیاری از محققان فعالیت این آنزیم را به‌عنوان یک عامل کلیدی در سم‌زدایی پراکسید هیدروژن، حذف مالون دی‌آلدئید و حفظ پایداری دیواره سلولی جهت حفاظت گیاهان در مقابل تنش‌های محیطی عنوان کرده‌اند (Gill & Tuteja, 2010). افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در گلرنگ تحت شرایط سایر تنش‌های محیطی مانند تنش خشکی نیز گزارش شده است (Manvelian *et al.*, 2021).




**شکل ۳- تأثیر تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر فعالیت آنزیم پراکسیداز گلرنگ**

**Figure 3- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stages on peroxidase activity of safflower**

میانگین‌های دارای حروف مشترک با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

Means followed by the same letters using Tukey's test at 5% probability level did not differ significantly.

فعالیت آنزیم‌ها و آنتی‌اکسیدان‌های مهارکننده برای حفاظت از گیاه در مقابل تنش اکسیداتیو ناشی از شرایط غرقاب تحریک می‌شود (Blokhina *et al.*, 1999). گزارش شده است که آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز در شرایط غرقاب در مراحل اولیه رشدی افزایش یافتند و این افزایش به‌طور قابل توجهی در ارقام متحمل جو (Zhang, Tanakamaru, Abe, & Morita, 2007) و گندم (Fazeli *et al.*, 2023a) مشاهده شد؛ درحالی‌که در ارقام حساس کاهش یافت. در مطالعات پیشین، افزایش بیان ژن پراکسیداز و کاهش بیان ژن کاتالاز، سوپر اکسید دیسموتاز و گلوتاتیون ردوکتاز تحت تنش غرقاب گزارش شده است (Qi, Xu, Lin, Zhang, & Chen, 2012). در این پژوهش، افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز و پراکسیداز همزمان با افزایش شدت تنش در مرحله زایشی در دوران پس از تنش، تا حدودی حاکی از تحمل گیاه در برابر شرایط بی‌اکسیژنی و آسیب ناشی از تنش اکسیداتیو بود.

### فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز

فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در سطوح مختلف تنش و در مراحل مختلف رشدی متفاوت بود (جدول ۲). روند تغییرات فعالیت این آنزیم در برخورد با تنش شدید غرقاب به‌صورت افزایشی بود. تنش غرقاب سبب افزایش معنی‌دار فعالیت این آنزیم شد، به‌گونه‌ای

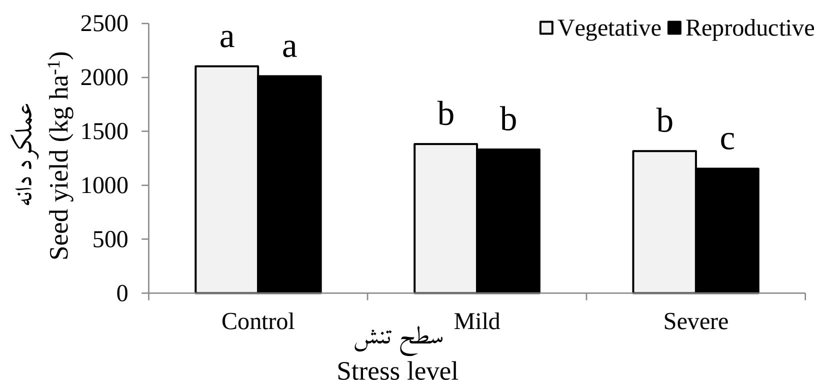
که سطح تنش شدید منجر به افزایش ۱۹ درصدی فعالیت این آنزیم در مقایسه با آبیاری مطلوب شد، درحالی‌که این افزایش برای سطح تنش ملایم تنها هشت درصد بود که با آبیاری مطلوب تفاوت معنی‌داری داشت (جدول ۳). افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز در واکنش به تنش غرقاب قبلاً نیز گزارش شده است (Lee et al., 2014; Fazeli et al., 2023a). مراحل رشدی از نظر فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز واکنش متفاوتی نشان دادند، به‌گونه‌ای که بیش‌ترین فعالیت این آنزیم مربوط به تیمار تنش در مرحله رشد زایشی (۴۳/۷۶ واحد بر میلی‌گرم پروتئین) در مقایسه با رشد رویشی (۴۰/۹۷ واحد بر میلی‌گرم پروتئین) بود (شکل جدول ۳).

گفته شده است که تنش غرقاب همانند سایر تنش‌های غیرزیستی از طریق اختلال در آنزیم‌ها و مسیرهای متابولیک باعث تجمع گونه‌های اکسیژن واکنشگر می‌شود، که مسئول تنش اکسیداتیو هستند (Asada, 2006). افزایش فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز به‌موازات افزایش فعالیت کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز در شرایط تنش غرقاب در سایر گیاهان از جمله کلزا (Lee et al., 2014)، نخود (*Cicer arietinum* L.) (Bansal & Srivastava, 2012) و سورگوم (*Sorghum bicolor* L.) (Zhang et al., 2019) نیز قبلاً گزارش شده است.

همچنین واکنش متفاوت آنزیم کاتالاز و سوپر اکسید دیسموتاز در واکنش به تنش غرقاب در برخی مطالعات نیز گزارش شده است. برای مثال، مشخص شده است که اعمال تنش غرقاب روی گیاهچه‌های کلزا سبب کاهش فعالیت آنزیم کاتالاز شد، درحالی‌که فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز و پراکسیداز افزایش یافت (Lee et al., 2014). سوپر اکسید دیسموتاز و کاتالاز، سیستم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی مهمی هستند که تقریباً در تمام سلول‌های زنده در معرض اکسیژن قرار دارند (Soengas et al., 2018).

### عملکرد دانه

آبیاری مطلوب بیشترین و تنش غرقاب شدید کمترین عملکرد دانه را به خود اختصاص داد. تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی تفاوت معنی‌داری از نظر عملکرد دانه ایجاد نکرد، هرچند تأثیر نامطلوب تنش در مرحله زایشی تا حدودی بیشتر از مرحله رویشی بود (جدول ۳). تنش غرقاب منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در هر دو مرحله رشدی شد، به‌گونه‌ای که میزان کاهش در تنش ملایم و شدید به‌ترتیب برابر با ۳۴ و ۴۰ درصد در مقایسه با آبیاری مطلوب بود (جدول ۳). میزان کاهش عملکرد دانه در سطوح مختلف تنش و مراحل رشدی متفاوت بود، به‌گونه‌ای که بیشترین کاهش در مقایسه با آبیاری مطلوب (۴۳ درصد) در شرایط تنش شدید در مرحله رشد زایشی مشاهده شد (شکل ۴). به عبارتی، تنش غرقاب شدید در مراحل رویشی و زایشی عملکرد دانه را به‌طور متفاوتی کاهش داد.




**شکل ٤- تأثیر تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر عملکرد دانه گلرنگ**

**Figure 4- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stages on seed yield of safflower**

میانگین‌های دارای حروف مشترک با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

Means followed by the same letters using Tukey's test at 5% probability level did not differ significantly

میزان کاهش عملکرد بسته به عوامل مختلف مانند مدت زمان تنش، مراحل رشدی و عمق تنش غرقاب می‌تواند متفاوت باشد (Wu et al., 2015). مشخص شده است که عملکرد دانه در مرحله گل‌دهی در مقایسه با مراحل رویشی، به‌مقدار بیشتری کاهش می‌یابد و این کاهش به اهمیت عرضه مواد فتوسنتزی در آن مرحله و عوامل تأثیرگذار دیگر مانند تاریخ کاشت و دمای بالای هوا در انتهای فصل رشد نسبت داده شده است (De San Celedonio, Abeledo, Brihet, & Miralles, 2014).

مطابق با نتایج این پژوهش، در سایر مطالعات نیز مشخص شده است که تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی کلزا منجر به کاهش ۷۵

درصدی عملکرد دانه شد، درحالی‌که این کاهش در شرایط مواجهه با تنش در ابتدای مرحله زایشی به ۸۵ درصد رسید (Wollmer, Pitann, & Muehling, 2018). از سایر عوامل تأثیرگذار بر کاهش عملکرد دانه می‌توان به تغییرات فیزیولوژیک و مورفولوژیک مانند اجزای عملکرد، وزن زیست‌توده و تخصیص مواد به دانه اشاره کرد. برای مثال، تغییر مقادیر عملکرد دانه در کلزا دارای ارتباط بالایی با تغییرات تجمع و توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه بود (Wang *et al.*, 2016). در این پژوهش نیز تنش غرقاب از طریق تأثیر بر اجزای عملکرد از جمله تعداد طبق در بوته، تعداد دانه در طبق، تعداد دانه در بوته، وزن هزار دانه و همچنین کاهش تعداد شاخه‌های فرعی و فرعی فرعی سبب کاهش عملکرد دانه گردید (داده‌ها نشان داده نشده است). به هر جهت، کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در شرایط غرقاب بیانگر ظرفیت بازیابی و تحمل پایین گیاه در برابر سطوح تنش اعمال شده بود.

### عملکرد زیست‌توده

تنش غرقاب سبب کاهش معنی‌دار عملکرد زیست‌توده در هر دو سطح تنش ملایم و شدید گردید، اگرچه بین مراحل رشدی و برهم‌کنش تنش و مراحل رشدی تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۲). آبیاری مطلوب بیشترین و تنش شدید کمترین عملکرد زیست‌توده را به خود اختصاص داد و بین سطوح تنش ملایم و شدید تفاوت معنی‌داری وجود نداشت. مقادیر درصد کاهش عملکرد زیست‌توده در شرایط تنش ناشی از تنش غرقاب ملایم و شدید در مقایسه با آبیاری مطلوب به‌ترتیب به‌میزان ۲۱ و ۲۷ درصد بود (جدول ۳).

زراعت گلرنگ ممکن است در کشت پاییزه بسیاری از مناطق خوزستان با شرایط تنش غرقاب روبه‌رو شود، بر همین اساس، اجتناب از این شرایط در منطقه از اهمیت خاصی برخوردار است. در خاک‌های مستعد شرایط غرقاب، کاهش تنفس ریشه در اثر کمبود اکسیژن، رشد گیاه را محدود می‌کند (Huang & Johnson, 1995). در چنین شرایطی، انتقال اکسیژن بین ریشه‌ها و اندام هوایی تحت تأثیر قرار گرفته و سبب سرکوب فرآیندهای وابسته به اکسیژن و مهار جذب کربن و فتوسنتز می‌شود و در نهایت، تغییرات در متابولیسم گیاه و جذب مواد مغذی تحت شرایط کمبود اکسیژن، باعث محدود شدن رشد و کاهش زیست‌توده و عملکرد دانه می‌شود (Gutierrez-Boem *et al.*, 1996).

### شاخص برداشت

تنش غرقاب سبب کاهش معنی‌دار شاخص برداشت در هر دو سطح تنش ملایم و شدید شد، ولی بین مراحل رشدی و برهم‌کنش تنش و مراحل رشدی تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۲). بیشترین مقدار شاخص برداشت مربوط به تیمار آبیاری مطلوب و کمترین آن مربوط به تنش غرقاب شدید بود (جدول ۳).

مدت زمان تنش غرقاب و زمان وقوع آن از جمله عوامل تأثیرگذار بر عملکرد دانه و زیست‌توده است. به نظر می‌رسد که در شرایط تنش ملایم به‌دلیل مواجهه گیاه با شرایط غرقاب طی مدت زمان کمتر در مقایسه با تنش شدید، عملکرد دانه در مقایسه با عملکرد زیست‌توده کمتر تحت تأثیر تنش قرار گرفته است و همین امر سبب برتری مقادیر شاخص برداشت در مقایسه با تنش شدید شد (جدول ۳). بااین‌حال، نتایج سایر مطالعات در زمینه تأثیر تنش غرقاب در گندم نشان داد که تنش غرقاب قبل از مرحله گل‌دهی تأثیری بر وزن زیست‌توده و شاخص برداشت نداشت، درحالی که پس از گل‌دهی سبب کاهش وزن زیست‌توده و افزایش شاخص برداشت شد (Ding *et al.*, 2020).

### محتوای روغن

محتوای روغن تنها تحت تأثیر تنش قرار گرفت (جدول ۲). براساس نتایج مقایسه میانگین‌ها، کمترین و بیشترین محتوای روغن به‌ترتیب از آبیاری مطلوب به‌میزان ۲۴ درصد و تنش غرقاب ملایم به‌میزان ۲۸/۹ درصد حاصل شد. در شرایط تنش شدید، تفاوت معنی‌داری از نظر درصد روغن در مقایسه با آبیاری مطلوب مشاهده نشد. به‌عبارتی با شروع تنش ملایم، محتوای روغن افزایش یافت (جدول ۳). افزایش معنی‌دار محتوای روغن در شرایط تنش ملایم را می‌توان به تأثیرپذیری بیشتر ساخت کربوهیدرات‌ها از تنش غرقاب و در نتیجه کاهش بیشتر عملکرد دانه این ارقام نسبت داد، به‌عبارتی سهم کاهش ساخت کربوهیدرات‌ها بیشتر از سهم ساخت روغن بوده و این امر به‌صورت افزایش محتوای روغن نمایان شده است، درحالی¬که به نظر می‌رسد در شرایط تنش شدید، سهم این کاهش یکسان باشد (جدول ۳).

اطلاعات اندکی در زمینه تأثیر تنش غرقاب بر محتوای روغن دانه‌های روغنی وجود دارد. گفته می‌شود که کاهش جذب نیتروژن در زمان غرقاب در مرحله طویل شدن ساقه، سبب کاهش محتوای پروتئین دانه می‌شود (Gutierrez-Boem *et al.*, 1996) و ازآنجایی‌که درصد پروتئین دانه رابطه‌ای عکس با محتوای روغن دارد، بنابراین هرچه درصد پروتئین بالا باشد، محتوای روغن کاهش می‌یابد و بالعکس (Brennan, Mason, & Walton, 2000). در گیاه کلزا گزارش شده است که در شرایط تنش غرقاب، محتوای روغن از ۴۲ به ۴۵ درصد افزایش یافت (Wollmer *et al.*, 2018). برخی پژوهشگران گزارش دادند که این صفت عمدتاً به ژنتیک گیاه بستگی دارد و تحت اثر محیط قرار نمی‌گیرد (Koutroubas, Papakosta, & Doitsinis, 2008)، از سوی دیگر، برخی معتقدند که تفاوت

محتوای روغن در بین ژنوتیپ‌ها نتیجه برهم‌کنش ژنوتیپ و محیط است و بیان ژن‌های کنترل‌کننده تولید روغن تابعی از شرایط محیط است (Hussain, Lyra, Farooq, Nikoloudakis, & Khalid, 2016). مشخص شده است که محتوای کربوهیدارات‌های محلول می‌تواند به دانه یعنی منبع اصلی کربن برای متابولیسم چربی دانه‌های کلزا منتقل شود (Khan *et al*., 2018). بنابراین، وضعیت فتوسنتز و سیستم ریشه‌ای در جذب مواد مغذی و مدت زمان تنش و مراحل رشدی می‌تواند بر محتوای روغن بذر مؤثر واقع شود. در زمان وقوع تنش، پویایی گیاه تغییر می‌کند و ممکن است اولویت انتقال مواد فتوسنتزی برای رشد دانه‌ها تغییر یابد، و کاهش دسترسی به آب ممکن است باعث افزایش جزئی محتوای روغن دانه‌ها شود (Zandi, Rahnama, & Meskarbashi, 2023).

## عملکرد روغن

عملکرد روغن در تنش ملایم و شدید در مقایسه با آبیاری مطلوب به‌طور معنی‌داری به‌ترتیب به‌میزان ۱۶ و ۳۲ درصد کاهش یافت و بین مراحل رشدی نیز تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۲ و ۳). بیشترین عملکرد روغن در آبیاری مطلوب و کمترین مقدار آن در تنش شدید مشاهده شد (جدول ۳). عملکرد روغن به دو عامل عملکرد دانه و محتوای روغن بستگی دارد و دلیل کاهش عملکرد روغن در تنش ملایم و شدید علی‌رغم افزایش محتوای روغن، کاهش عملکرد دانه بود. بنابراین علی‌رغم افزایش محتوای روغن، عملکرد روغن کاهش یافت (Sheikh Mamo, Rahnama, & Hassibi, 2023). در این پژوهش، کم‌ترین عملکرد روغن در تنش غرقاب شدید مشاهده شد که این امر به کاهش عملکرد دانه علی‌رغم تغییر در محتوای روغن نسبت داده می‌شود. وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد روغن با عملکرد دانه (r =۰/۷۹**)، نیز بر نقش عملکرد دانه در تعیین عملکرد روغن تأکید دارد (جدول ۴).

## نتیجه‌گیری

در این پژوهش، تیمارهای مدت زمان غرقاب در مراحل مختلف رشد گلرنگ به‌طور متفاوتی ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی و همچنین عملکرد دانه و روغن این گیاه را تحت تأثیر قرار داد. مرحله رشدی و مدت زمان غرقاب نقش مهمی در واکنش به تنش داشت. تنش غرقاب در هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد دانه شد، به‌گونه‌ای که میزان کاهش در تنش ملایم و شدید در مقایسه با آبیاری مطلوب به‌ترتیب برابر با ۳۴ و ۴۰ درصد بود. همچنین مقادیر کاهش در سطوح مختلف تنش و مراحل رشدی متفاوت بود، به‌گونه‌ای که بیشترین کاهش عملکرد دانه در مقایسه با آبیاری مطلوب در شرایط تنش شدید در مرحله رشد زایشی (۴۳ درصد کاهش) مشاهده شد. افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان کاتالاز، پراکسیداز و سوپر اکسید دیسموتاز نقش مهمی در ایجاد انطباق گیاه با شرایط غرقاب داشتند. براساس این نتایج، به نظر می‌رسد که تقویت شیوه‌های مدیریتی مزارع گلرنگ در منطقه خوزستان در فصل زمستان ضروری باشد و ازآنجایی‌که تنش غرقاب غالباً پدیده‌ای گذرا و موقتی است، لذا هنگام وقوع سیل بارندگی‌های سنگین، به‌منظور حذف آب مازاد و جلوگیری از کاهش خسارات اقتصادی گلرنگ باید زهکشی سطحی و زیرسطحی خاک در مزرعه انجام شود.

## سپاسگزاری

بدین‌وسیله نویسندگان از حمایت‌های معاونت پژوهش و فناوری دانشگاه شهید چمران اهواز به شماره پژوهانه SCU.AA99.96کمال قدردانی را دارند.

## References

1. Annual Report. 2022. Annual harvested area, production, and yield in 2021-2022. Ministry of Agriculture Jihad. Iran.
2. Arbona, V., Hossain, Z., López-Climent, M. F., Pérez-Clemente, R. M., & Gómez-Cadenas A. (2008). Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. *Physiology Plantarum*, *132*, 452-466. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01029.x
3. Asada, K. (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*, *141*(2), 391-6. https://doi.org/10.1104/pp.106.082040
4. Ashraf, M. A. (2012). Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research*, *7*, 1976-1981.
5. Bailey-Serres, J., Lee, S. C., & Brinton, E. (2012). Waterproofing crops: Effective flooding survival strategies. *Plant Physiology*, *160*(4), 1698-709. https://doi.org/10.1104/pp.112.208173.
6. Bansal, R., & Srivastava, J. P. (2012). Antioxidative defense system in pigeonpea roots under waterlogging stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, *34*, 515-522. https://doi.org/10.1007/s11738-011-0848-z
7. Beers, R. F., & Sizer, I. W. (1952). A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *Journal of Biological Chemistry*, *195*(1), 133-40.

8. Blokhina, O. B., Fagerstedt, K. V., & Chirkova, T. V. (1999). Relationships between lipid peroxidation and anoxia tolerance in a range of species during post-anoxic reaeration. *Physiologia Plantarum, 105*, 625-632. https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.105405.x
9. Brennan, R. F., Mason, M. G., & Walton, G. H. (2000). Effect of nitrogen fertilizer on the concentrations of oil and protein in canola (*Brassica napus* L.) seed. *Journal of Plant Nutrition, 23*(3), 339-348. https://doi.org/10.1080/01904160009382020
10. De San Celedonio, R. P., Abeledo, L. G., Brihet, J. M., & Miralles, D. J. (2014). Waterlogging affects leaf and tillering dynamics in wheat and barley. *Journal of Agronomy and Crop Science, 202*(5), 409-420. https://doi.org/10.1111/jac.12151
11. Ding, J., Liang, P., Wu, P., Zhu, M., Li, C., Zhu, X., Gao, D., Chen, Y., & Guo, W. (2020). Effects of waterlogging on grain yield and associated traits of historic wheat cultivars in the middle and lower reaches of the Yangtze river, China. *Field Crops Research, 264*, 107695. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107695
12. Fazeli, S. B., Rahnama, A., & Hassibi, P. (2022). Effect of waterlogging stress on yield and yield components and photosynthetic characteristics of two Mung bean cultivars in Ahvaz conditions. *Plant Productions, 45*(1), 95-108. https://doi.org/10.22055/ppd.2020.30538.1805
13. Fazeli, S. B., Meskarbashee, M. & Rahnama, A. (2023a). Effect of waterlogging stress at the three-leaf stage on the growth and some physiological characteristics of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Productions, 46*(2), 279-292. https://doi.org/10.22055/ppd.2023.42792.2072
14. Fazeli, S. B., Meskarbashee, M. & Rahnama, A. (2023b). Evaluation of waterlogging tolerance in twenty-one cultivars and genotypes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and its effect on some physiological characteristics of shoot and root system at the three-leaf stage. *Iranian Journal of Field Crops Research, 21*(3), 303-318. https://doi.org/10.22067/jcesc.2023.80038.1209
15. Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology Biochemistry, 48*(12), 909-30. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016
16. Grassini, P., Indaco, G. V., Pereira, M. L., Hall, A. J., & Trápani, N. (2007). Responses to short-term waterlogging during grain filling in sunflower. *Field Crops Research, 101*, 352-363. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.12.009
17. Gutierrez Boem, F. H., Lavado, R. S., & Porcelli, C. A. (1996). Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rape seed. *Fied Crops Research, 47*, 175-179. https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00025-1
18. Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S. M., Mahmud, J. A., Fujita, M., & Fotopoulos, V. (2020). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants, 9*, 681. https://doi.org/10.3390/antiox9080681
19. Hasanuzzaman, M., Hossain, M. A., Teixeira da Silva, J. A., & Fujita, M. (2012). Plant responses and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defense is a key factor. In Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies. In: V. A. Bandi, K. Shanker, C. Shanker, M. Mandapaka (Eds.); Springer: Berlin, Germany. 261–316.
20. Huang, B., & Johnson, J. W. (1995). Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia. *Annals of Botany, 75*, 423-427. https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1041
21. Hussain, M. I., Lyra, D. A., Farooq, M., Nikoloudakis, N., & Khalid, N. (2016). Salt and drought stresses in safflower: A review. *Agronomy for Sustainable Development, 36*, 4. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0344-8
22. Khan, S., Anwar, S., Kuai, J., Noman, A., Shahid, M., Din, M., Ali, A., & Zhou, G. (2018). Alteration in yield and oil quality traits of winter rapeseed by lodging at different planting density and nitrogen rates. *Scientific Reports, 8*, 634. https://doi.org/10.1038/s41598-017-18734-8
23. Koutroubas, S. D., Papakosta, D. K., & Doitsinis, A. (2008). Nitrogen utilization efficiency of safflower hybrids and open-pollinated varieties under Mediterranean conditions. *Field Crops Research, 107*(1), 56-61. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.12.009
24. Lee, Y. H., Kim, K. S., Jang, Y. S., Hwang, J. H., Lee, D. H., & Choi, I. H. (2014). Global gene expression responses to waterlogging in leaves of rape seedlings. *Plant Cell Reports, 33*, 289-299. https://doi.org/10.1007/s00299-013-1529-8
25. Loreti, E., Van Veen, H., & Perata, P. (2016) Plant responses to flooding stress. *Current Opinion in Plant Biology, 33*, 64-71. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.005
26. Malik, A. L., Colmer, D. T., Lambers, H., Setter, T. L., & Schortemeyer, M. (2002). Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytolog, 153*, 225-236. http://dx.doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00318.x
27. Manvelian, J., Weisany, W., Tahir, N. A. R., Jabbari, H., & Diyanat, M. (2021). Physiological and biochemical response of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivarsto zinc application under droughtstress. *Industrial Crops and Products, 172*, 15. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.114069
28. Mittler, R., Vanderauwera. S., Gollery, M., & Van Breusegem, F (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science, 9*(10), 490-8. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.08.009
29. Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach

chloroplasts. *Plant and Cell Physiology, 22*(5), 867–880. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232
30. Parent, C., Capelli, N., Berger, A., Crèvecoeur, M., & Dat, J. F. (2008). An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress*, *2*, 20-27.
31. Plaut, Z., Mayoral, M. L., & Reinhold, L. (1987). Effect of altered sink: Source ratio on photosynthetic metabolism in source leaves. *Plant Physiology, 85*, 786-791. https://doi.org/10.1104/pp.85.3.786
32. Qi, X. H., Xu, X. W., Lin, X. J., Zhang, W. J., & Chen, X. H. (2012). Identification of differentially expressed genes in cucumber (*Cucumis sativus* L.) root under waterlogging stress by digital gene expression profile. *Genomics, 99*, 160-168. https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2011.12.008
33. Rahnama, A., Poustini, K., Munns, R., & James, R. A. (2010). Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. *Functional Plant Biology*, *37*, 255-263. doi: http://doi.org/10.1071/fp09148.
34. Shahrokhnia, M. H., & Sepaskhah, A. R. (2017). Physiologic and agronomic traits in safflower under various irrigation strategies, planting methods and nitrogen fertilization. *Industrial Crops and Products*, *95*, 126-139. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.10.021
35. Sheikh Mamo, B., Rahnama, A., & Hassibi, P. (2023). The influence of terminal heat stress on physiological and yield characteristics of promising sunflower cultivars in Ahvaz climate condition. *Environmental Stresses in Crop Sciences, 16*(3), 835-851. https://doi.org/10.22077/escs.2023.4928.2107
36. Smith, I. K., Vierheller, T. L., & Thorne, C. A. (1988). Assay of glutathione reductase in crude tissue homogenates using 5,5'-dithiobis (2-nitrobenzoic acid). *Analytical Biochemistry*, *175*(2), 408-13. https://doi.org/10.1016/0003-2697(88)90564-7.
37. Soengas, P., Rodríguez, V. M., Velasco, P., & Cartea, M. E. (2018). Effect of temperature stress on antioxidant defenses in *Brassica oleracea*. *ACS Omega, 3*(5), 5237-5243. https://doi.org/10.1021/acsomega.8b00242
38. Striker, G. G. (2012). Time is on our side: The importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research, 27*, 983-987. https://doi.org/10.1007/s11284-012-0978-9
39. Tian, L., Zhang, Y., Chen, P., Zhang, F., Li, J., Yan, F., Dong, Y., & Feng, B. (2021). How does the waterlogging regime affect crop yield? A global meta-analysis. *Frontiers in Plant Science, 12*, 634898. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.634898
40. Wang, C., Hai, J., Yang, J., Tian, J., Chen, W., Chen, T., & Wang, H. (2016). Influence of leaf and silique photosynthesis on seeds yield and seeds oil quality of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *European Journal of Agronomy, 74*, 112-118. https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.12.008
41. Wollmer, A. C., Pitann, B., & Muehling, K. H. (2018). Waterlogging events during stem elongation or flowering affect yield of oilseed rape (*Brassica napus* L.) but not seed quality. *Journal of Agronomy and Crop Science, 204*, 165-174. https://doi.org/10.1111/jac.12244
42. Wu, X., Tang, Y., Li, C., Wu, C., & Huang, G. (2015). Chlorophyll fluorescence and yield responses of winter wheat to waterlogging at different growth stages. *Plant Production Science*, *18*, 284-294. https://doi.org/10.1626/pps.18.284
43. Yan, K., Zhao, S., Cui, M., Han, G., & Wen. P. (2018). Vulnerability of photosynthesis and photosystem I in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) exposed to waterlogging. *Plant Physiology and Biochemistry*, *125*, 239–246. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.02.017
44. Yin, D., Sun, D., Han, Z., Ni, D., Norris, A., & Jiang, C. Z. (2019). PhERF2, an ethylene-responsive element binding factor, plays an essential role in waterlogging tolerance of Petunia. *Horticulture Research*, *6*, 1-11. https://doi.org/10.1038/s41438-019-0165-z
45. Zandi, R., Rahnama, A., & Meskarbashi, M. (2023). Effect of deficit irrigation regimes on photosynthetic, morpho-physiological and yield traits of safflower (*Carthamus tinctorious* L.) in Ahvaz climate condition. *Crop Physiology Journal, 15*(59), 19-40. http://cpj.ahvaz.iau.ir/article-1-1614-en.html
46. Zhang, G., Tanakamaru, K., Abe, J., & Morita, S. (2007). Influence of waterlogging on some anti-oxidative enzymatic activities of two barley genotypes differing in anoxia tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum, 29*, 171-176. https://doi.org/10.1007/s11738-006-0022-1
47. Zhang, P., Lyu, D., Jia, L., He, J., & Qin, S. (2017). Physiological and de novo transcriptome analysis of the fermentation mechanism of Cerasus sachalinensis roots in response to short-term waterlogging. *BMC Genomics, 18*, 649. https://doi.org/10.1186/s12864-017-4055-1
48. Zhang, R., Zhou, Y., Yue, Z., Chen, X., Cao, X., Xu, X. X., Xing, Y. F., Jiang, B., Al, X. Y., & Huang, R. D. (2019). Changes in photosynthesis, chloroplast ultrastructure, and antioxidant metabolism in leaves of sorghum under waterlogging stress. *Photosynthetica, 57*, 1076–1083. https://doi.org/10.32615/ps.2019.124